

Aus dem Institut für Veterinär-Anatomie, -Histologie
und -Embryologie
der Freien Universität Berlin

Kapillar-Faserrelation
verschiedener Hühnermuskeln,
eine methodologische und
funktionell-anatomische Studie

INAUGURAL-DISSERTATION
zur Erlangung des Grades
eines Doktors der Veterinärmedizin
an der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Klaus Wappler
Tierarzt aus Lünen

Berlin 1973
Journal-Nr. 836

Digitized by the Internet Archive
in 2026

Aus dem Institut für Veterinär-Anatomie, -Histologie
und -Embryologie
der Freien Universität Berlin

Kapillar-Faserrelation
verschiedener Hühnermuskeln,
eine methodologische und
funktionell-anatomische Studie

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung des Grades
eines Doktors der Veterinärmedizin
an der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Klaus Wappler
Tierarzt aus Lünen

Berlin 1973

Journal-Nr. 836

Gedruckt mit Genehmigung des Fachbereichs Veterinär-
medizin der Freien Universität Berlin.

Vorsitzender des Fachbereichsrats: Prof. Dr. H.-J. SINELL

Referent : Prof. Dr. F. PREUSS

Korreferent : Prof. Dr. E. GERRIETS



Tag der Promotion: 3. Dezember 1973

Meinen Eltern in Dankbarkeit gewidmet

Inhaltsverzeichnis

I.	Einleitung	5
II.	Literaturübersicht	5
III.	Material und Methoden	12
IV.	Eigene Untersuchungen	14
	Tabellen	18
	Abbildungen	23
V.	Diskussion	25
	A. Zur Methodik der Kapillardarstellung ...	25
	B. Vergleich und Deutung der Befunde	28
VI.	Zusammenfassung	36
VII.	Literaturverzeichnis	37

I. Einleitung

Die Frage der Kapillardichte (Anzahl der Kapillaren und Abstand zwischen ihnen) wurde grundlegend von KROGH (1919, 1929) angegangen. Danach folgten einschlägige Untersuchungen von anatomischer, physiologischer und biochemischer Seite unter erweiterten Aspekten.

Obwohl allgemein anerkannt ist (siehe Literatur), daß ein in gleichen und verschiedenen Muskeln unterschiedliches Verhältnis von Fasertypen eng mit der Kapillardichte verknüpft ist, ist das Gebiet der "quantitativen Kapillaranatomie" (KROGH, 1919, 1929) in ihren vielfältigen physiologischen Anhängigkeiten im Muskel noch nicht überzeugend geklärt. Dieses liegt nicht zuletzt daran, daß eine optimale Methode der Kapillardarstellung als Voraussetzung für derartige Untersuchungen bisher nicht vorliegt. Hierzu liefert meine Arbeit einen Beitrag. Zugleich soll sie die Muskelfaser-Kapillarrelation in Hinblick auf die Anzahl der Kapillaren einerseits und die Anzahl und Größe der Muskelfasern verschiedener Muskeln andererseits statistisch erfassen.

II. Literaturübersicht

Die Frage der Blutversorgung von Muskeln begann ein größeres Interesse zu gewinnen, als der Farbunterschied zwischen bestimmten Skelettmuskeln einiger Tiere beschrieben wurde. Ältere Forscher (z.B. BOERHAAVE, 1775) erklärten den Farbunterschied durch eine Differenz der im Muskel enthaltenen Blutmenge. Später wiesen jedoch KÜHNE (1865), LANKESTER (1874) und RANVIER (1873) die Unabhängigkeit der Muskelfarbe von der Durchblutungsstärke nach.

SPALTEHOLZ (1888) beschrieb als erster die feinere Aufzweigung der Blutgefäße im Muskel. Die Arterien, die in den

Muskeln eintreten, verzweigen sich reichlich. Zwischen den Zweigen befinden sich zahlreiche Anastomosen, die die Zweige zu einem primären Netzwerk verbinden. Die Maschen dieses Netzes beherbergen ein sekundäres Netz aus kleinen anastomosierenden Arterien. Das sekundäre Netz enlöst Arteriolen, die gewöhnlich rechtwinklig zu den Muskelfasern verlaufen. Die Arteriolen entlassen seitlich eine große Zahl von Kapillaren, die (überwiegend, HAMMERSEN, 1968) parallel zu den Fasern verlaufen. Ihre Zahl vermehrt sich durch Aufspaltung, je näher sie den sie sammelnden Venolen liegen, die regelmäßig zwischen die Arteriolen geschaltet sind. Durch zahlreiche Anastomosen umspinnen die Kapillaren die Muskelfasern in Form von Kapillarnetzen mit langen, schmalen Maschen. Diese Maschengestalt bedingt, daß sich die Kapillaren in einem Muskelquerschnitt ebenfalls überwiegend als Querschnitt zeigen müssen.

Für die bisherigen Ergebnisse der quantitativen Kapillaranatomie bilden die Arbeiten von KROGH (1919, 1929) die Grundlagen aller weiteren Forschung. Nach KROGH (1929) sind die Kapillaren in den Muskeln der Kaltblüter erheblich weniger häufig als in den Muskeln von Warmblütern. Außerdem vermutete KROGH (1929) bei Tieren von kleinem Körperbau wegen ihres höheren Gasaustausches und Stoffwechsels eine höhere Kapillardichte im Muskel als bei größeren Tieren. Diese Vermutung entsprang einem Vergleich der Kapillardichte in Pferdemusculatur (1400 Kap./mm^2), Hundemusculatur (2500 Kap./mm^2) und Meerschweinchenmuskulatur (3000 Kap./mm^2). Doch hielt KROGH (1929) seine Ergebnisse nicht für repräsentativ genug, um eine allgemeine Aussage zu treffen und regte weitere Untersuchungen in dieser Richtung an. Untersuchungen von PAFF (1930) an Muskeln der Hintergliedmaßen von Katzen, Meerschweinchen und Ratten bestätigten KROGH (1929), denn bei Ratten ergaben sich die höchsten und bei Katzen die niedrigsten Kapillarzahlen im Muskelquerschnitt.

SCHMIDT-NIELSON/PENNYCUK (1960) konnten dagegen anhand von Kapillarzählungen im M.gastrocnemius und M.masseter von Fledermaus, Maus, Ratte, Meerschweinchen, Katze, Kaninchen, Hund, Schaf, Schwein und Kuh keine feste Beziehung zwischen Körper-

größe und Kapillardichte nachweisen. Sie fanden vielmehr, daß sich zum Beispiel besonders die Größe der Muskelfaser auf die Kapillardichte auswirkt.

Die Kapillarisation roter und weißer Muskeln beschäftigte STOEL (1925). Er fand im roten *M. semitendinosus* des Kaninchens 790 Kapillaren und 650 Muskelfasern pro mm^2 , im weißen *M. adductor magnus* 1550 Kapillaren und 2130 Fasern. Mit diesen Werten und den ermittelten durchschnittlichen Durchmessern der Kapillaren stellt STOEL (1925) Berechnungen über die Größe des Strombettes und der Strömungsgeschwindigkeit des Blutes sowie der Wandoberfläche der Kapillaren und der Blutmenge pro cm^3 Muskelgewebe an.

DUYFF/BOUMAN (1927) überprüften die Befunde von STOEL (1925) und setzten sich mit dem Wert seiner Schlüsse auseinander. Ihre Ergebnisse gewannen sie an 14 Muskeln des Kaninchens. Im Gegensatz zu STOEL (1925) fanden sie, daß eine Beziehung zwischen Muskelfarbe und Zahl resp. Durchmesser der Kapillaren, wie sie STOEL (1925) errechnet hatte, nicht gegeben war. Die Zahl der Kapillaren pro mm^2 des Muskelquerschnittes war immer größer als diejenige der Fasern. Eine deutliche Beziehung zwischen Muskelfaserzahl und Zahl der Kapillaren war ebensowenig zu finden, wie eine solche zwischen Zahl und Durchmesser der Kapillaren. Die Stoffwechseloberfläche des Blutes pro cm^3 des Muskelgewebes zeigte keinen deutlichen Unterschied zwischen roten und weißen Muskeln. Ein Zusammenhang zwischen Kapillarisation und Funktion des Muskels konnte, wenn überhaupt existent, nicht präzisiert werden. Im letzten Teil ihrer Arbeit weisen DUYFF/BOUMAN (1927) nach, daß die Anwendung einfacher mechanischer Gesetze auf die Kapillaren und deren Stoffwechsel nicht zulässig ist.

WEARN (1928) widerspricht DUYFF/BOUMAN (1927) insofern, als die von ihnen vertretene Ansicht einer fehlenden Beziehung zwischen Faserzahl und Menge der Kapillaren pro Flächeneinheit doch gegeben sei. Er stützt sich dabei auf Untersuchungen der Gefäßversorgung des Herzmuskels einiger Tiere, bei welchen eine außerordentlich hohe Kapillardichte vorlag.

MARTIN/WOOLLEY/MILLER (1932) stellten Versuche über die

Anzahl geöffneter Kapillaren eines Muskels unter verschiedenen Bedingungen an. Sie injizierten Hunde im Zustand der Ruhe sowie unter und am Ende starker Belastung mit Tusche ohne und mit Zusatz von Amylnitrit (als Relaxans der glatten Gefäßmuskulatur) und untersuchten danach den M. gracilis. Die Ergebnisse pro mm^2 des Muskelquerschnittes zeigten folgende Verhältnisse:

Anzahl der Muskelfasern: 1640
Geöffnete Kapillaren im ruhenden Muskel: 1050
Geöffnete Kapillaren am Ende längerer Belastung: 1820
Geöffnete Kapillaren während der Muskelbelastung: 2010
Geöffnete Kapillaren bei Anwendung von Amylnitrit: 2580

Außerdem konnten sie nachweisen, daß der bei der Injektion ausgeübte Druck keinen Einfluß auf die Anzahl der im Muskelquerschnitt sichtbaren (d.h. mit Injektionsmasse gefüllten) Kapillaren hat.

STEUDEL (1929) bestimmte Zahl und Verteilung der Kapillaren in der Skelettmuskulatur von verschiedenen Amphibienarten und kam zu dem Ergebnis, daß das Verhältnis zwischen Kapillaren und Fasern für jeden Muskel spezifisch ist. Dabei ist die Größe der Faserquerschnitte ausschlaggebend, das heißt der Kapillar-Faserquotient ist bei dickfaserigen Muskeln höher als bei dünnfaserigen Muskeln, während sich der daraus errechnende Kapillar-Flächenquotient umgekehrt verhält. Mit anderen Worten haben dickfaserige Muskeln (z.B. Sprungmuskeln der Rana - Arten) pro Faser mehr Kapillaren, aber pro Flächeneinheit weniger Kapillaren als dünnfaserige Muskeln. Abermals anders ausgedrückt, werden dünnfaserige Muskeln pro Muskelmasse besser versorgt als dickfaserige.

WATZKA (1939) stellte bei vergleichenden Untersuchungen von den weißen und roten Muskeln fest, daß der rote Flugmuskel des Rebhuhnes und der Wildenten "reicher" an Kapillaren und "besser" mit Blut versorgt war, als die weiße Brustmuskulatur bei Haushuhn und Hausente.

In vergleichenden Untersuchungen über die Brustmuskulatur von Huhn, Wachtel und Star fand BÜSIGER (1950) charakteristische Unterschiede in der Blutversorgung. In dem aus überwiegend weißen Fasern bestehenden M. pectoralis des Huhnes

war die Zahl der Kapillaren, die sich in einem Gesichtsfeld befanden, nach Schätzungen anhand von Muskellängs- und querschnitten halb so groß wie die Anzahl der Faserquerschnitte. Das heißt, daß jede Faser mit einer Kapillare in Kontakt steht, die sich an der Versorgung der beiden angrenzenden Fasern beteiligt. Der Brustmuskel der Wachtel, der aus weißen und roten Fasern zusammengesetzt ist, ließ einen deutlichen Unterschied in der Blutversorgung der verschiedenen Fasertypen erkennen. In weißen Arealen entfiel auf eine bis zwei Fasern eine Kapillare, während die roten Fasern von drei bis fünf Kapillaren umgeben waren. In dem einheitlich aus roten Fasern bestehenden *M. pectoralis* des Stares war jeder Faserquerschnitt von vier bis fünf Kapillaren umgeben. BÜSIGER (1950) war sich darüber im klaren, daß ein quantitativ genaues Bild der Kapillarverteilung auf diese Weise - durch Schätzungen - nicht zu ermitteln war.

GEORGE/NAIK (1960) untersuchten die Kapillarverteilung im *M. pectoralis* der Taube, der sich aus roten und weißen Fasern zusammensetzt. Schon vorher (GEORGE/NAIK, 1958) hatten sie festgestellt, daß die im Durchmesser stets kleineren roten Fasern eine höhere Lipoidkonzentration und die stets größeren weißen Fasern eine höhere Glykogenkonzentration haben. Die rote Farbe der roten Fasern wird auf den höheren Gehalt an Sauerstoffträgern (wie Myoglobin und Cytochrome) zurückgeführt, während der hohe Gehalt an Mitochondrien der roten Fasern (GEORGE/NAIK, 1960) einen umfangreichen Ablauf oxidativer Vorgänge ermöglichen soll. Zur Feststellung der Kapillarverteilung in *M. pectoralis* der Taube stellten sie Injektionspräparate her und fanden, daß rote und weiße Fasern mit der gleichen Anzahl von vier bis fünf Kapillaren Kontakt haben. Da aber die Durchmesser beider Faserarten voneinander abweichen, - er beträgt bei roten Fasern $30\text{ }\mu\text{m}$ und bei weißen Fasern $69\text{ }\mu\text{m}$ -, sind die weißen Fasern pro Volumeneinheit entsprechend schlechter mit Kapillaren versorgt als die roten.

GEORGE/BERGER (1966) stellten die histologischen und histochemischen Eigenschaften des Hauptflugmuskels verschiedener Vögel zusammen. Die Einteilung in dicke, weiße Fasern und dünne, rote Fasern konnten sie nur für den M. pectoralis der Taube beibehalten. In M. pectoralis des Huhnes fanden sie neben dicken und dünnen Fasern noch einen dritten Fasertyp. Sie nennen ihn "intermediär", weil sein Durchmesser zwischen den dicken und dünnen Fasern liegt. So ermittelten CHANDRA-BOSE/BERGER (1965) folgende Werte für die verschiedenen Fasertypen im M. pectoralis des Huhnes:

dicke Fasern: 67,3%, mit einem Durchmesser von $75,5 \mu\text{m}$
intermediäre Fasern: 21,7%, mit einem Durchmesser von $75,0 \mu\text{m}$
dünne Fasern: 11,0%, mit einem Durchmesser von $62,5 \mu\text{m}$

Die Zahlen für den Durchmesser der Fasern des M. patagialis longus des Huhnes lauten nach NENE/GEORGE (1965) :

dicke Fasern: $83,9 \mu\text{m}$
intermediäre Fasern: $72,0 \mu\text{m}$
dünne Fasern: $53,5 \mu\text{m}$

Diese Differenzierung von Muskelfasern mit Hilfe ihres Durchmessers ist allerdings nur innerhalb einer Species möglich, denn die Autoren fanden, daß eine zweite Vogelart rote Fasern aufweisen konnte, die einen größeren Durchmesser hatten, als die Intermediärfasern der ersten Vogelart.

Außer durch diesen Parameter unterscheiden sich die drei Fasern auch durch histologische, histochemische und biochemische Eigenschaften, die von GEORGE/BERGER (1966) zusammengestellt wurden. Eine Auswahl gibt nachstehende Aufstellung:

Eigenschaft	dicke, weiße Fasern	dünne, rote Fasern
Blutversorgung	schwach	reichlich
Myoglobingehalt	niedrig	hoch
Sarkoplasma	klar	granuliert
Mitochondrien	wenig	zahlreich
Fettgehalt	niedrig	hoch
Glykogengehalt	hoch	niedrig
Lipasegehalt	niedrig	hoch
ATPase (sauer)	hoch	niedrig
ATPase (neutral)	niedrig	hoch
oxidative Enzyme	wenig	viel
Aktivität	kurzwährend	ausdauernd
Kontraktion	schnell	langsam

Unabhängig von GEORGE/BERGER (1966) beobachteten HENNEMAN/OLSON (1965) im M. gastrocnemius und M. soleus der Katze ebenfalls drei nach Durchmesser, ATPase-Aktivität und Kapillarversorgung verschiedene Fasertypen, von denen der eine als Zwischenform der beiden anderen Typen betrachtet werden konnte.

Die dünnsten Fasern wurden von der größten Anzahl von Kapillaren umgeben, bei den intermediären Fasern war die Zahl etwas geringer, bei den Fasern mit großem Durchmesser war die Zahl am geringsten.

Auch PADYKULA/GAUTHIER (1963) und STEIN/PADYKULA (1962) kommen anhand von Untersuchungen von Muskeln mehrere Wirbeltiere auf vorwiegend biochemischer Basis (ATPase-Aktivität, Größe und Verteilung der Mitochondrien) zu einer Klassifizierung der Muskelfasern in drei Typen.

SCHMALBRUCH (1967) untersuchte die Unterschenkelmuskulatur der Maus und kam zu dem Ergebnis, daß drei Gruppen nicht ausreichten, um alle Fasern zu klassifizieren. Das gilt besonders dann, wenn man Stoffwechselform, Erregbarkeit, Kontraktionsablauf und Kraftentwicklung als Merkmale zugrunde legt, denen jeweils auch morphologische - meist nur elektronenmikroskopisch erkennbare - Strukturen zukommen. Trotz der mannigfachen ultrastrukturellen Unterschiede der Fasern konnte aber auch SCHMALBRUCH (1967) das von BUBENZER (1966) am Zwerchfell der Ratte und das von BAJUSZ (1964) an der Skelettmuskulatur von Ratten und Mäusen angesprochene wesentliche Unterscheidungsmerkmal der Fasern, nämlich ihre Dicke resp. ihren Durchmesser, bestätigen. Allerdings beobachtete auch SCHMALBRUCH (1967) Querschnitte, die von ihm als Übergangsform bezeichnet wurden, weil sie weder den dicken noch den dünnen Fasern zugeordnet werden konnten.

Aus dieser Übersicht läßt sich nur indirekt herauslesen, daß nicht jeder äußerlich rote Muskel überwiegend aus dünnen, roten Muskelfasern besteht, also nicht jeder äußerlich rote Muskel ein rotfaseriger Muskel ist. Er kann,

wie ein äußerlich weißer (blasser) Muskel, auch ein intermediärfaseriger Muskel sein. Um dieser Diskrepanz zwischen farblicher Muskel- und Muskelfasereigenschaft zu entgehen, ist es zweckmäßig, bei den Fasern von der farblichen Charakterisierung abzugehen und mit KRÜGER (1952) zwischen tonischen und tetanischen Fasern zu unterscheiden, zumindest zusätzlich. Dabei entsprechen offenbar die tonischen Fasern den bisherigen roten und die tetanischen den bislang weißen Fasern. (Eine Ausnahme bilden nur die Muskeln von Insekten, SCHMALBRUCH, 1957). Intermediärtypen sind von dieser Kennzeichnung unabhängig.

III. Material und Methoden

Untersucht wurden sieben Hühner. Alle waren ausgewachsen und unter Bedingungen gehalten worden, die ihre Bewegungsmöglichkeit nicht einschränkten.

Unter Pentobarbital-Na Anaesthesie (Narcoren 0,25 ml/kg, intraperitoneal) wurde Tusche mit einem Druck bis zu 100 mm Hg in die Vena cutanea ulnaris (BITTNER, 1926), resp. wo dieses nicht möglich war, in die Vena jugularis injiziert. Der Tod trat innerhalb von fünf bis acht Minuten nach Beginn der Injektion ein. Die verwendete Tusche C II/1431a war eine Sonderanfertigung der Firma "Pelikan",* die sich besonders für Lebendinjektionen eignet, da sie keinen Thromboplastin freisetzenden Schellack enthält (BIOZZI/BENACERRAF/HALPERN, 1953). Vor dem Gebrauch wurde die Tusche 15 Minuten bei 5000 rpm zentrifugiert, um gröbere Partikel zu entfernen, die sich, wie HARTMAN/EVANS/WALKER (1929) beobachteten, in den Gefäßen festsetzen können und so den Zugang zu den Kapillaren verlegen. Die Menge der injizierten Tusche schwankte zwischen 45 und 75 ml je Huhn. Der Tusche waren sieben bis zehn Tropfen Amylnitrit je 100 ml zugesetzt. Die hierdurch bedingte Lähmung der glatten Gefäßmuskulatur bewirkt eine anderen Methoden überlegene Öffnung der Kapillaren, wie MARTIN/WOOLLEY/MILLER (1932) zeigen konnten. In Vorversuchen konnte

*Pelikan, Günther Wagner, Hannover

ich dieses eindeutig bestätigen. Wegen der hydrophoben Eigenschaft des Amylnitrit ist es unbedingt notwendig, durch kräftiges Schütteln seine Mischung mit der Tusche herzustellen.

Nach Eintritt des Rigor mortis wurden folgende Muskeln freipräpariert (Benennung nach CHAMBERLAIN, 1943):

1. M. patagialis longus
2. M. pectoralis supf.
3. M. gastrocnemius
4. M. gracilis
5. M. masseter

Je nach Umfang des Muskels wurden entweder ein oder zwei Präparate mit einer Kantenlänge von ca. 1 cm etwa aus seiner Mitte entnommen und in flüssigem Stickstoff eingefroren.

WATZKA (1939) beschreibt die unterschiedlich starke Schrumpfung der weißen und roten Muskulatur während der Fixierung und die Schwierigkeit, die in situ bestehenden Größenverhältnisse der Fasern in fixierten Präparaten zu ermitteln. Er führt dieses auf einen größeren Wassergehalt der weißen Muskulatur zurück. KRÜGER (1952) schreibt: "Die Schwierigkeiten, von den Vogelmuskeln ein einwandfreies histologisches Bild (Querschnitt), d.h. frei von Schrumpfungen und Verquellungen, zu bekommen, sind wohl größer als bei Muskeln anderer Wirbeltiere". Er erhielt die besten Ergebnisse durch Fixierung mit Susa - resp. Trichloressigsäure-Formol. Die Abbildungen der von ihm gewonnenen Muskelquerschnitte zeigen allerdings keine guten Ergebnisse.

Nach Versuchen mit unterschiedlichen Fixierungsmethoden kann ich die Schwierigkeit von WATZKA (1939) und KRÜGER (1952) bestätigen. Meine umfangreichen eigenen Versuche führten zu dem Ergebnis, daß für den Anspruch einer möglichst getreuen Erhaltung der tatsächlichen Größenverhältnisse die Fixierung der frischen Muskeln in flüssigem Stickstoff die geeignetste war. Außerdem blieb dadurch das die Kapillaren einschließende interzelluläre Gewebe in seinem Zusammenhang

am besten erhalten. Schließlich konnten mit dieser Methode relativ große Präparate (bis zu 1 cm Kantenlänge) bearbeitet werden. Die durch Auskristallisation von Wasser bedingte Artefaktbildung innerhalb der Zellen konnte in Kauf genommen werden, weil sie für meine Fragestellung nicht relevant war.

Die tiefgefrorenen Präparate wurden mit dem Kryostaten bei einer Temperatur zwischen -17° und -20°C geschnitten. Die Schnittstärke von $10\text{ }\mu\text{m}$ wurde absichtlich so groß gewählt, weil vom Tusche-Blutgemisch mitunter nur noch kleine Tusche-partikel an den Kapillarwänden zurückblieben. Diese bildeten, wie ich anhand von Längsschnitten beobachten konnte, nicht immer eine zusammenhängende Kette, wiesen aber auch nie einen Abstand von mehr als $10\text{ }\mu\text{m}$ auf, so daß sie und damit die Kapillaren in den $10\text{ }\mu\text{m}$ dicken Muskelquerschnitten erfaßt werden konnten. Von jedem Präparat wurden an sechs verschiedenen tiefen Stellen jeweils drei Schnitte und damit insgesamt achtzehn Schnitte entnommen.

Die Auszählung der Kapillaren und Muskelfasern erfolgte mit Hilfe eines Okularnetzes unter dem Mikroskop bei einer Vergrößerung von 315 x. Von den erhaltenen Werten wurden die Mittelwerte und Standardabweichungen errechnet. Die Kantenlänge des zur Zählung benutzten Quadrates betrug $100\text{ }\mu\text{m}$. Die Anzahl der ausgewerteten Quadrate schwankte zwischen 50 und 70. Von jedem einzelnen Quadrat wurde der Quotient aus Kapillaren durch Fasern festgestellt und von allen diesen Quotienten auch der Mittelwert und die Standardabweichung errechnet (letzte Spalte der Tabellen). Bindegewebsstraßen wurden nicht erfaßt. Außerdem wurden nur solche Gebiete zur Zählung herangezogen, in denen die Fasern eindeutig senkrecht zur Schnittebene verliefen.

IV. Eigene Untersuchungen

Die Ergebnisse meiner Zählungen sind in Tabelle 1 bis 5 zusammengefaßt. In nachstehender Übersicht wurden aus diesen Tabellen in gleicher Reihenfolge der Muskeln die Mittel-

werte der Kapillaren (1.Kolumne) und Fasern (2.Kolumne) pro Zählquadrat sowie der Kapillar-Faserquotienten. (3.Kolumne) nebeneinander gestellt:

1. M. patagialis longus	6,4	-	8,9	-	0,7
2. M. pectoralis supf.	8,7	-	10,7	-	0,7
3. M. gastrocnemius	16,2	-	8,5	-	1,9
4. M. gracilis	25,1	-	12,1	-	2,0
5. M. masseter	30,6	-	18,4	-	1,6

Danach läßt die 1.Kolumne (Kapillaren pro Zählquadrat) eine stetig bis sprunghaft steigende Erhöhung der Kapillarzähl erkennen. Vergleicht man die Farbe der fünf Muskeln miteinander nach Ausblutung eines Huhnes, dann ergibt sich in derselben Reihenfolge eine Farbabstufung, indem die *Mm. patagialis longus* und *pectoralis supf.* die hellsten Muskeln sind. Der *M. gastrocnemius* ist von schwach roter Farbe, obgleich weniger homogen gefärbt als die anderen vier Muskeln und dunkler rot nur nahe der Achillessehne, von wo aber keine Präparate entnommen wurden. Die *Mm. gracilis* und *masseter* sind von dunklerem Rot, das beim *M. masseter* noch eine Schattierung intensiver ausfällt. Nach der Tuscheinjektion ergab sich die gleiche Abstufung in der Schwarzfärbung der Muskeln. Letztere Beobachtung korreliert direkt mit obiger Reihenfolge der Kapillarzähl, während die Farbe des Muskels des ausgebluteten Tieres in dieser Reihenfolge eine indirekte Korrelation bedeutet, die durch den unterschiedlichen Myoglobingehalt (Myoglobinröte) des Muskels bedingt ist.

Die 2.Kolumne (Muskelfasern pro Zählquadrat) zeigt bei dem *M. gastrocnemius* einen Bruch in der Reihenfolge der sonst stetig dünner werdenden Muskelfasern, der mit seiner schwach roten Farbe nicht übereinzustimmen scheint. Eine Erklärung hierfür bietet der Aufbau seiner Muskelfaserbündel, der im Gegensatz zu den anderen vier Muskeln dadurch charakterisiert ist, daß jedes Bündel aus einem zentralen Kern dünnerer, reich kapillarisierter roter Fasern besteht, die peripher durch eine einfache Lage dicker, kapillarärmerer

weißer Fasern umgeben werden. Die schwach rote Farbe des Gesamtmuskels erklärt sich also dadurch, daß der myoglobinschwarze Kern aller Muskelfaserbündel durch die umgebende Lage blasser Muskelfasern aller Bündel farblich abgeschwächt wird. Der Mittelwert der stärkeren Kapillarisation dagegen (3. Kolonne) kommt dadurch zustande, daß der Kapillarreichtum der Bündelzentren die Kapillarmangel ihrer Peripherie überkompensiert. Hierzu vermittelt auch Abb. 3 (mit Legende) im Vergleich zu den anderen Abbildungen einen Eindruck.

Die Abb. 1 bis 5 zeigen möglichst typische Ausschnitte aus den fünf verschiedenen Muskeln in der bisherigen Reihenfolge. Ihr Hauptwert liegt darin, Vorstellungen über die sofort ins Auge fallenden relativen (!) Unterschiede zu geben, die die 3 Kolonnen bedingt illustrieren können.

Bei den *Mm. patagialis longus* und *pectoralis supf.* (Abb. 1 und 2) fallen die drei- bis fünfeckigen (scharfeckigen) Faserquerschnitte auf, die zwischen sich weniger als kapillardicke interzelluläre Spalten besitzen. Die Fasern sind überwiegend dick, doch kommen auch mittlere Kaliber und dünne vor. Die Kapillaren liegen vornehmlich in den Zwickeln, sind aber gelegentlich auch seitenständig. Hier und bei allen Muskeln fehlen Kapillaren fast stets längs jener Faserflächen, die an das Perimysium int. grenzen. Aber auch sonst kommen Faserquerschnitte vor, die ringsum eine sie versorgende Kapillare vermissen lassen, so daß das Kapillar-Faserverhältnis von 0,7 : 1 in etwa veranschaulicht wird.

Beim *M. gastrocnemius* (Abb. 3) weisen die Faserquerschnitte abgerundete Ecken auf. Die interzellulären Spalten sind mehr als kapillarbroad. Ausschließlich dicke Fasern liegen an der Peripherie eines Muskelbündels, weniger dicke bis dünne dagegen in dessen faserreichem Zentrum. Die Kapillaren sind in diesem Zentrum zahlreich vorhanden und gleichmäßig zwickel- und seitenständig, während sie in der Peripherie selten anzutreffen sind. Das Verhältnis Kapillaren

zu Fasern von 1,9 : 1 ist, dadurch bedingt, nicht anschaulich.

Der *M. gracilis* (Abb.4) zeigt mehr Faserquerschnitte mit abgerundeten Ecken und insgesamt solche mit rundlich- oder längsovaler Form. Der Interzellulärspalt ist dreifach kapillar breit. Die Fasern haben überwiegend mittlere Dicke, daneben kommen einige dünne Fasern vor. Der weitgehend homogenen Anordnung der Fasern entspricht die Verteilung der zwickel- und seitenständigen Kapillaren. Das Verhältnis von zwei Kapillaren auf eine Faser kommt hier am sinnfälligsten zum Ausdruck.

Der *M. masseter* (Abb.5) schließlich hat abgerundet-quadratische bis rundliche Faserquerschnitte mit kapillarbreiten Zwischenfaserspalten. Die Fasern sind ausschließlich dünn. Die Kapillaren sind überwiegend zwickelständig. Das Verhältnis 1,6 : 1 scheint der großen Menge der Kapillaren nicht zu entsprechen, erklärt sich aber durch die fast gleichgroße Menge der Fasern.

Tabelle 1

M. patagialis longus

Nr.	KAPILLAREN		MUSKELFASERN		Kapillaren pro Muskelfaser
	pro Zählquadrat	pro mm ²	pro Zählquadrat	pro mm ²	
I	5,9 ± 1,4	231	7,0 ± 1,6	274	0,8 ± 0,1
II	6,1 ± 1,0	239	9,3 ± 1,0	364	0,7 ± 0,1
III	6,4 ± 1,5	250	9,5 ± 1,6	372	0,6 ± 0,1
IV	7,3 ± 1,2	285	8,9 ± 1,1	348	0,8 ± 0,1
V	6,7 ± 1,2	262	9,4 ± 1,4	368	0,7 ± 0,1
VI	6,5 ± 1,2	254	9,3 ± 1,6	364	0,7 ± 0,1
VII	5,9 ± 1,3	231	8,9 ± 1,8	348	0,6 ± 0,1
Mit- tel- wert	6,4 ± 0,5	250 ± 20	8,9 ± 0,8	348 ± 34	0,7 ± 0,1

Tabelle 2

M. pectoralis supf.

Nr.	KAPILLAREN		MUSKELFASERN		Kapillaren pro Muskelfaser
	pro Zählquadrat	pro mm ²	pro Zählquadrat	pro mm ²	
I	9,7 ± 1,1	379	11,4 ± 1,1	446	0,8 ± 0,1
II	8,9 ± 1,1	348	11,0 ± 1,6	430	0,8 ± 0,1
III	8,9 ± 0,8	348	11,4 ± 1,0	446	0,7 ± 0,1
IV	9,0 ± 1,6	352	9,4 ± 1,4	368	0,7 ± 0,1
V	8,5 ± 0,8	332	10,0 ± 1,5	391	0,8 ± 0,1
VI	8,0 ± 1,1	313	10,5 ± 2,0	411	0,8 ± 0,1
VII	7,7 ± 1,1	301	11,2 ± 2,3	438	0,7 ± 0,1
Mit- tel- wert	8,7 ± 0,7	340 ± 26	10,7 ± 0,8	418 ± 30	0,75 ± 0,05

Tabelle 3

M. gastrocnemius

Nr.	KAPILLAREN		MUSKELFASERN		Kapillaren pro Muskelfaser
	pro Zählquadrat	pro mm ²	pro Zählquadrat	pro mm ²	
I	16,2 ± 3,1	633	8,7 ± 1,9	340	1,9 ± 0,3
II	16,1 ± 1,7	630	8,5 ± 1,0	332	1,9 ± 0,2
III	16,0 ± 1,3	627	7,9 ± 0,9	309	2,0 ± 0,2
IV	16,7 ± 1,8	653	8,5 ± 1,0	332	2,0 ± 0,2
V	16,1 ± 1,5	630	8,3 ± 1,1	324	2,0 ± 0,2
VI	16,0 ± 1,8	626	8,7 ± 1,2	340	1,9 ± 0,2
VII	16,4 ± 2,7	641	8,7 ± 1,4	340	1,9 ± 0,3
Mit- tel- wert	16,2 ± 0,3	633 ± 10	8,5 ± 0,3	332 ± 11	1,9 ± 0,1

Tabelle 4

M. gracilis

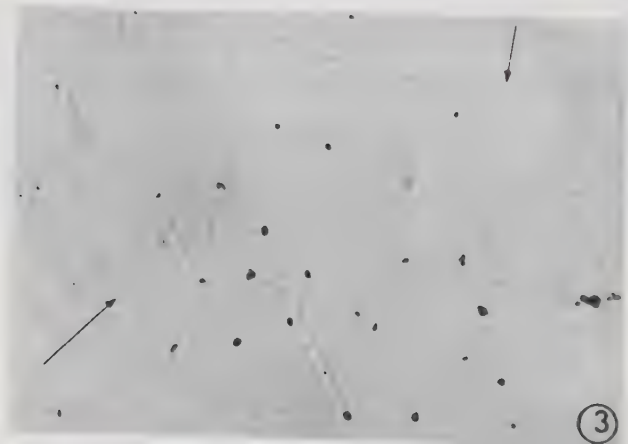
Nr.	KAPILLAREN		MUSKELFASERN		Kapillaren pro Muskelfaser
	pro Zählquadrat	pro mm ²	pro Zählquadrat	pro mm ²	
I	26,8 $\pm$ 2,1	1048	12,7 $\pm$ 1,4	497	2,1 $\pm$ 0,2
II	26,5 $\pm$ 2,5	1036	12,8 $\pm$ 1,8	501	2,1 $\pm$ 0,3
III	20,8 $\pm$ 2,4	813	9,4 $\pm$ 1,2	368	2,2 $\pm$ 0,2
IV	26,6 $\pm$ 2,6	1040	12,8 $\pm$ 1,4	501	2,1 $\pm$ 0,1
V	25,3 $\pm$ 3,0	989	12,3 $\pm$ 1,5	481	2,1 $\pm$ 0,1
VI	25,1 $\pm$ 2,6	981	12,3 $\pm$ 1,3	481	2,0 $\pm$ 0,1
VII	24,8 $\pm$ 3,5	970	12,4 $\pm$ 1,9	485	2,0 $\pm$ 0,3
Mit- tel- wert	25,1 $\pm$ 2,0	981 $\pm$ 70	12,1 $\pm$ 1,2	473 $\pm$ 47	2,0 $\pm$ 0,1

Tabelle 5

M. massetèr

Nr.	KAPILLAREN		MUSKELFASERN		Kapillaren pro Muskelfaser
	pro Zählquadrat	pro mm ²	pro Zählquadrat	pro mm ²	
I	30,2 $\pm$ 2,0	1181	18,4 $\pm$ 1,4	719	1,7 $\pm$ 0,3
II	30,2 $\pm$ 2,3	1036	18,2 $\pm$ 1,7	712	1,7 $\pm$ 0,1
III	31,3 $\pm$ 2,2	1224	18,4 $\pm$ 1,4	719	1,7 $\pm$ 0,1
IV	30,6 $\pm$ 2,8	1197	18,1 $\pm$ 2,1	708	1,7 $\pm$ 0,1
V	30,3 $\pm$ 2,9	1185	17,7 $\pm$ 2,2	692	1,6 $\pm$ 0,2
VI	31,0 $\pm$ 2,2	1212	18,9 $\pm$ 2,3	739	1,6 $\pm$ 0,1
VII	30,6 $\pm$ 3,4	1197	18,9 $\pm$ 3,0	739	1,6 $\pm$ 0,1
Mit- tel- wert	30,6 $\pm$ 0,4	1197 $\pm$ 16	18,4 $\pm$ 0,4	719 $\pm$ 16	1,6 $\pm$ 0,1

ABBILDUNGEN 1 - 5



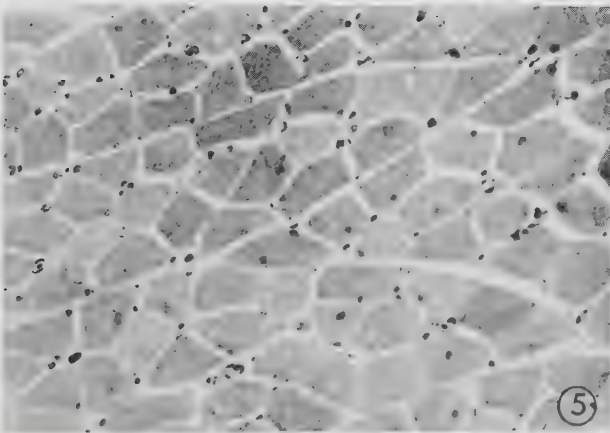
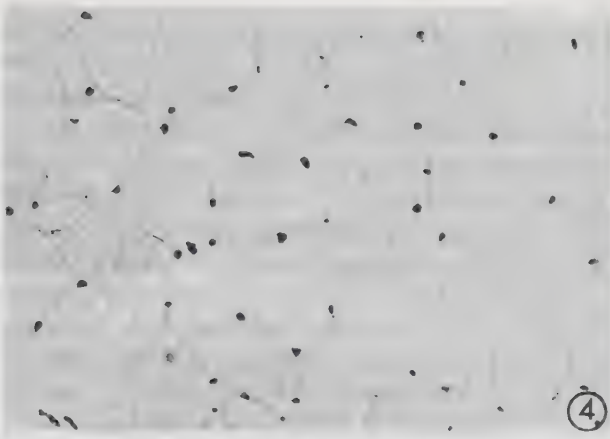


Abb. 1 - 5 : Typische Ausschnitte aus den 5 Muskeln. Vergr. 340x

Abb. 1 : *M. patagialis longus*. Überwiegend dicke Fasern mit wenig Kapillaren.

Abb. 2 : *M. pectoralis supf.* Ähnlicher Aufbau wie Abb. 1

Abb. 3 : *M. gastrocnemius*. Die dem Perimysium int. (Pfeile) anliegende periphere einfache Schicht dicker Fasern des hier dreieckigen Muskelfaserbündels besitzt wenig Kapillaren, die anschließenden etwas dünneren Muskelfasern des Bündelzentrums besitzen viele Kapillaren.

Abb. 4 : *M. gracilis*. Mitteldicke Fasern mit vielen Kapillaren.

Abb. 5 : *M. masseter*. Viele dünne Fasern und viele Kapillaren.

V . Diskussion

A. Zur Methodik der Kapillardarstellung

Die Funktion der Kapillaren besteht in der Verteilung von Sauerstoff, Nährstoffen und Hormonen an die verschiedenen Zellen des Körpers und in der Aufnahme der Endprodukte des Stoffwechsels zum Weitertransport zu den Ausscheidungsorganen. Für diese Aufgabe ist der Umfang des Kapillarbettes von großer Bedeutung. Die klassischen Untersuchungen von KROGH (1919, 1929) zielten darauf ab, mit Hilfe der Kenntnis der Kapillarversorgung den Sauerstoffdruck, den Diffusionskoeffizienten und die Stoffwechselrate eines Gewebes zu ermitteln. Diesbezügliche Berechnungen können jedoch solange nicht mit zureichender Genauigkeit durchgeführt werden, als hierfür notwendige Faktoren wie z.B. die Länge der Kapillaren, ihr Durchmesser, der Konzentrationsunterschied zwischen Blut und Gewebe usw. nicht exakt gemessen werden können. Ein wesentlicher Faktor hierfür sind die Darstellungsmethoden der Kapillardichte, denen ebenfalls noch Fehlerquellen anhaften.

Die Kapillardichte in der Skelettmuskulatur ist von vielen Autoren an verschiedenen Tieren und am Menschen untersucht worden. Die dafür notwendigen Zählungen der Kapillaren geschahen entweder an Präparaten mit natürlicher Blutfüllung durch Zählung der Erythrozyten oder nach Injektion der Kapillaren mit verschiedenen Mitteln und Techniken. In jüngster Zeit geben HERMANSEN/WACHTLOVA (1971) als sicherste Methode die PAS-Färbung nach HECHT (1957) und HORT (1957) zur Darstellung der Basalmenbranen der Kapillaren an.

Letztgenannte Methode zuerst kritisierend, kann ich aufgrund eigener Untersuchungen in dieser Methode keinen Vorteil gegenüber der Injektionsmethode erkennen. Eine sichere Differenzierung zwischen dem interzellulären Bindegewebe und der Kapillarwand ist nämlich nicht möglich und sogar völlig ausgeschlossen, wenn die Kapillare kollabiert ist. Auch HECHT (1957) mißt offensichtlich dieser Methode nicht den Wert bei wie HERMANSEN/WACHTLOVA (1971), denn er teilt mit, daß er zur

Zählung nur sicher erkennbare Kapillaren herangezogen habe, also doch wohl nicht alle. Außerdem haben HECHT (1957) und HORT (1957) ihre Untersuchungen an Herzmuskulatur durchgeführt, die wenig interzelluläres Bindegewebe besitzt, so daß sie nicht zwischen diesem Gewebe und der bindegewebigen Kapillarwand unterscheiden mußten. Die Geflügelmuskel haben zwar auch wenig interzelluläres Bindegewebe, aber gegenüber der Herzmuskulatur ist es deutlich vermehrt.

Das Zählen der Kapillaren über Erythrozyten, die im histologischen Schnitt erkennbar sind oder durch besondere Färbung (z.B. Peroxid) sichtbar gemacht wurden, kann ebenfalls keine vollständige Erfassung der Kapillaranzahl ergeben. Es sind nämlich nicht immer alle Kapillaren gleichzeitig mit Erythrozyten gefüllt resp. liegen die Erythrozyten nicht durchweg so eng aneinander, daß immer ein Erythrozyt getroffen wird (s.a. BÜSIGER, 1950).

Von den verschiedenen Injektionstechniken kommt für meine Untersuchungen, die nicht die Injektion von Einzelmuskeln, sondern die des ganzen Tieres notwendig machten, nur die Tuscheinjektion in Frage. Nach Mißlingen zahlreicher Versuche mit gewöhnlicher Tusche kam ich zu einer Spezialtusche, wobei ich mir die Erkenntnis zu Nutzen machte, die BIOZZI/BENACERRAF/HALPERN (1953) in einem ganz anderen Zusammenhang gewonnen hatten. Sie wiesen nach, daß bei Injektion von normaler Tusche (India ink) in den Kreislauf lebender Ratten schon bei einer geringen Kohlenstoffkonzentration (16mg/100 g Tusche) durch Schellack Thromboplastin freigesetzt wird, welches die Gerinnung von Fibrin einleitet und zur Verklumpung des Blutes führt. Nach ihren Beobachtungen setzten sich diese Gerinnsel in den Lungenkapillaren fest. Unter der Annahme, daß auch die Kapillaren der Skelettmuskulatur verlegt werden, erscheinen die Beobachtungen von HARTMAN/EVANS/WALKER (1929), daß Tuscheartikel den Zugang zu Kapillaren verlegen können, unter einem ganz anderen Gesichtspunkt. Danach ist nicht die Größe der Tuscheartikel die Ursache der Verlegung, da die Partikelgröße durch sorgfältige Filtration reduziert werden könnte. Auch die homogene Zusammensetzung der Tusche und der Dispersionsgrad der Kohle-

partikel haben nicht den Einfluß auf die Zusammenballung des Blutes wie die toxischen Reaktionen, die durch den Schellack gebräuchlicher Tuschefabrikate bewirkt werden. In Kenntnis dieser Tatsache wird auch die Beobachtung von MARTIN/WOOLLEY/MILLER (1932) erklärbar. Nach Lebendinjektionen von Tusche (India ink) in das Gefäßnetz des M. gracilis des Hundes waren oft nur 60% der Muskelbündel ausreichend mit Tusche gefüllt, während die Kapillaren der übrigen Muskelbündel tuschefrei waren. Die Vermutung der Autoren war, daß im ruhenden Muskel während des Lebens nicht alle Muskelbündel mit Blut versorgt würden, sondern abwechselnd das Kapillarnetz verschiedener Muskelbündel durchströmt würde (rotation of function). Ganz abgesehen davon, daß die Annahme einer "rotation of function" ganzer Muskelbündel von mehreren Autoren widerlegt ist (z.B. SMITH/GIOVACCHINI, 1956), spricht ein weiterer von den Autoren unternommener Versuch dagegen. Auf Querschnitten von Muskeln, die während starker Beanspruchung injiziert worden waren, traten ebenfalls nicht vollständig injizierte Faserbündel auf. Ich meine, MARTIN/WOOLLEY/MILLER (1932) haben die Reaktion der von ihnen verwendeten Tusche mit dem lebenden Organismus unberücksichtigt gelassen. Die tuschefreien Areale sind durch Kohlenstoff-Fibringerinnsel verursacht, die sich in dem enger werdenden Blutgefäßnetz an einer für sie nicht mehr passierbaren Stelle festsetzten und den Zugang zu Kapillaren versperrten. Je nach Größe des Gerinnsels kann dies eine Kapillare oder, wenn das Gerinnsel bereits in einer Arteriole festsetzt, auch ein ganzes Bündel von Kapillaren betreffen. Unterstützt wird meine Ansicht durch einen weiteren von MARTIN/WOOLLEY/MILLER (1932) durchgeführten Versuch. Solche Muskeln, die eine halbe Stunde resp. 24 Stunden nach Eintritt des Todes und nach Freispülen des Gefäßnetzes mittels Ringerlösung mit Tusche injiziert wurden, zeigten keine tuschefreien Areale, und die Verteilung

der Kapillaren war einheitlich über den ganzen Querschnitt.

Bezeichnend ist, daß SMITH/GIOVACCHINI (1956) bei Anwendung der gleichen Methode wie MARTIN/WOOLLEY/MILLER (1932), also der Injektion von Tusche (India ink) in das lebende Tier, ähnliche Erfahrungen wie diese machten. Trotz eines Injektionsdruckes von 400 mm Hg zeigten einige Areale nur wenige tuschegefüllte Kapillaren. Die Abbildung eines mit Methylsalicylat aufgehellten Muskelpräparates gibt diesen Sachverhalt eindeutig wider und ist sehr aufschlußreich. An dem scharf abgerissenen Tuschefaden herzwärts der nicht gefüllten Kapillaren kann man deutlich erkennen, daß die Tusche zum plötzlichen Stillstand gekommen und nicht etwa nach dem "rotation of function" - Prinzip anderen Kapillaren zugeflossen ist. Meiner Meinung nach sind hier die gleichen Ursachen für die Verlegung der Gefäße verantwortlich wie bei den Arbeiten von MARTIN/WOOLLEY/MILLER (1932) : durch die Toxizität der Tusche gerinnt das Blut und setzt sich in den Gefäßen fest.

Durch die Wahl der in diesem Zusammenhang noch nicht angewendeten schellackfreien Tusche konnte ich die dargestellte Fehlerquelle umgehen und war nicht auf das umständliche und nur für wenige Muskelgruppen brauchbare Verfahren der Gefäßnetzfreispülung mit Ringerlösung und anschließender Injektion von Tusche angewiesen.

B. Vergleich und Deutung der Befunde

Das Ergebnis meiner Untersuchungen ist nur bedingt vergleichbar mit Angaben, die sich in der Literatur über die Kapillardichte in der Skelettmuskulatur des Haushuhnes finden. Genauere Untersuchungen liegen nur über den M. pectoralis *supf.* vor. WATZKA (1939) und DREXLER (1952) stellen über die Blutversorgung dieses weißen Muskels fest, daß sie geringer sei als die in vergleichbaren roten Muskeln anderer Vögel, ohne ihre Aussage quantitativ zu belegen. Da sie keine besondere Methodik der Befunderhebung angeben, ist anzunehmen,

daß sie die Kapillarisation geschätzt haben. Auch die Angaben von BÖSINGER (1950) über die Dichte der Kapillaren im gleichen Muskel fußen nur auf Schätzungen anhand von Muskel-längs- und -querschnitten. Außer an der Erforschung der Blutversorgung waren obige Autoren sowie besonders GEORGE/BERGER (1966) und KRÜGER (1952) an den morphologischen Daten der Muskelfaser interessiert. Wegen der histologisch schwer zu bearbeitenden Vogelmuskulatur und der Übergänge, die zwischen den verschiedenen Komponenten bestehen, ist dies ein recht undankbares Gebiet. GEORGE/BERGER (1966) kommt das Verdienst zu, über die Grenzen der Morphologie hinaus den Fasern ganz bestimmte histochemische und biochemische Eigenschaften zugeordnet zu haben, wie die Aufstellung gegen Ende der Literaturübersicht zeigt.

Das Ergebnis war, daß die Kapillarversorgung einer Muskelfaser eine Funktion ihres Aufbaues ist, welcher wiederum eng verknüpft ist mit der Fähigkeit der Zelle, eine bestimmte Leistung zu vollbringen. Unter Berücksichtigung aller Eigenschaften gibt es danach sowohl Muskelfasern, die eine intensive Blutversorgung benötigen als auch solche, deren Blutversorgung drastisch herabgesetzt ist. Kann man danach vom Eigenschaftsmuster auf die Blutversorgung schließen, so muß auch der umgekehrte Schluß von der Blutversorgung auf das Eigenschaftsmuster möglich sein. In der Tat ist das der Fall. Nochmals auf die eben genannte Aufstellung gegen Ende der Literaturübersicht eingehend, zeigt nämlich die Überschriftenzeile und die ihr folgende Zeile, daß die Kapillarisation sogar mit so einfach feststellbaren Eigenschaften wie Faserdicke und Faserfarbe korreliert. Tatsächlich lag in dieser bekannten Korrelation der Anlaß zu meinen Untersuchungen mit der Absicht, quantifizierbare Aussagen zu erzielen. Die dargestellten Ergebnisse bieten jedoch auch klare Ansätze zur Kritik, da die Verhältnisse ungleich komplizierter liegen. Drei kritische Überlegungen seien vorgetragen:

1. Die Kapillarisation ist nach den soeben gemachten Ausführungen spezifisch für jede einzelne Muskelfaser. Würde

ein Muskel durchweg aus gleichen Fasern bestehen, stünde seine Kapillarisierung mit seiner Faserzahl in direkt proportionalem Verhältnis. Gewöhnlich setzt sich ein Muskel jedoch aus unterschiedlichen Fasertypen zusammen, die an verschiedenen Stellen eines Muskels in unterschiedlichen Anteilen vorkommen. Das bedingt, daß die Ergebnisse der von mir und den anderen Autoren angewendeten Zählmethode erst nach Berücksichtigung der Faserzusammensetzung verwertbar sind. In einem Zählquadrat werden die unterschiedlichen Fasern und alle Kapillaren erfaßt. Die gefundenen Werte werden rechnerisch so behandelt, als seien die Kapillaren homogen verteilt und alle gezählten Fasern gleich dick. Deutlicher wird dieses an einem theoretischen Beispiel: In einem Zählquadrat sollen zwei große Fasern mit einem Durchmesser von je $70\text{ }\mu\text{m}$ und sieben dünne Zellen mit einem Durchmesser von je $30\text{ }\mu\text{m}$ liegen, und es werden 14 Kapillaren gezählt. Als Auszählungsergebnis erscheinen: 14 Kapillaren, 9 Muskelfasern, Kapillar-Faserverhältnis $1,6 : 1$. Dieses Ergebnis erweckt den Anschein, als ob auf jede Faser 1,6 Kapillaren entfielen. In Wirklichkeit waren die Kapillaren ganz überwiegend den dünnen Fasern zugeordnet, so daß für sie ein Kapillar-Faserverhältnis $2 : 1$ vorlag, während es bei den dicken Fasern $1 : 1$ betrug.

SCHMIDT-NIELSON/PENNYCUK (1960) versuchten diesem Fehler auszuweichen, indem sie aus ihren Muskelquerschnitten Areale mit überwiegend roten Fasern und Areale mit überwiegend weißen Fasern auswählten und dann die Zählungen in beiden Arealen gesondert durchführten. Für ihre Auswahl war maßgebend, daß weiße Fasern jeweils von einer Kapillare und rote Fasern jeweils von zwei Kapillaren versorgt wurden. Diese Methode, die sie selbst als ungenau erkennen, ist jedoch mit der zusätzlichen Fehlerquelle behaftet, daß es unmöglich ist, Kapillaren, die in der Regel zwischen zwei Fasern verlaufen, der einen oder anderen Faser zuzuordnen.

2. Die Hochrechnung der mit dem Netzkular gewonnenen Kapillar- und Faserzahlen auf mm^2 des Muskelgewebes berücksichtigt

weder Bindegewebsstraßen noch größere Blutgefäße. HAMMERSEN (1968) führt ein drastisches Beispiel an: Nach DUYFF/BOUMAN (1927) hat der M. soleus des Kaninchens 774 Fasern/mm². Die durchschnittliche Fläche einer Faser beträgt 1260 μ m². Demnach würden allein die Fasern eine Fläche von 0,974 mm² einnehmen. Dazu kommen noch die Kapillaren mit 0,022 mm². Für das Bindegewebe und die größeren Gefäße bleibt dann nur noch eine Restfläche von 0,004 mm², das ist eine fünffach kleinere Fläche, als sie von den Kapillaren eingenommen wird. Dies ist ein Verhältnis, das gesicherten morphologischen Tatsachen widerspricht. PAFF (1930) gab das Verhältnis von Muskelfasern zu Bindegewebe im Querschnitt mit 7: 3 an. Meine Errechnung der mm²- Zahlen erfolgte trotz Kenntnis dieser Ungenauigkeit deshalb, um vergleichbare Zahlen mit Literaturangaben zu bekommen.

3. Die gewonnenen Kapillar-Faserverhältnisse können streng genommen nur für den oder die Teile des Muskels gelten, die tatsächlich untersucht wurden. Denn in Muskeln, die sich aus verschiedenen Fasertypen zusammensetzen, ist das zahlenmäßige Verhältnis der Fasertypen zueinander nicht an allen Stellen gleich. GEORGE/BERGER (1966) konnten dieses am M. pectoralis supf. der Taube ebenso belegen wie andere Autoren (z.B. SCHMIDT-NIELSON/PENNYQUIK, 1960 und HERCUX/PIERRE, 1957) bei anderen Tieren.

Ehe unter Berücksichtigung dieser Einwände die Integration meiner Ergebnisse in die funktionelle Bewertung der fünf untersuchten Muskeln erfolgt, sei die Berechtigung hierzu auch von drei Vorteilen meiner Befunderhebung abgeleitet:

1. Durch die von mir angewendete Fixierungs- und Schnittmethode war es möglich, einen relativ großen Bezirk eines Muskels zur Untersuchung heranzuziehen, weil ich das beschränkte Eindringungsvermögen von Fixierungs- und Einbettungsmitteln nicht zu berücksichtigen brauchte.
2. Ich zählte in jedem Präparat eine im Vergleich zu vorangegangenen Arbeiten verhältnismäßig große Anzahl von Arealen aus, die im Durchschnitt um 1 mm² groß waren.

3. Die Homogenität der für die einzelnen Muskeln aller sieben Hühner gefundenen Werte kann als Bestätigung für die Sicherheit der Darstellungs- und Zählmethode erachtet werden. Man kann davon ausgehen, daß das ermittelte Maß der Kapillardichte in einem relativ großen Bezirk annähernd den tatsächlichen Verhältnissen entspricht und mit den erwähnten Einschränkungen auch Schlüsse auf die Kapillardichte des ganzen Muskels ermöglicht.

a. Der *M. patagialis longus* und der *M. pectoralis supf.* haben als typische Vertreter der weißen Muskulatur eine geringe Kapillardichte. Ich befinde mich hier in Übereinstimmung mit WATZKA (1939), DREXLER (1952), BÜSIGER (1950) und GEORGE/BERGER (1966), die jedoch ihre Beobachtungen, was die Kapillarzahlen angeht, nicht quantifizierten. Während WATZKA (1939), DREXLER (1952) und GEORGE/JYOTI (1955) den Flugmuskel nur aus einer Faserart aufgebaut sahen, erkannte BÜSIGER (1950) im Zentrum einiger Faserbündel eine größere Zelle (selten zwei oder drei größere Zellen), deren kreisrunder Querschnitt sich von den übrigen Zellen unterschied. GEORGE/BERGER (1966) differenzierten sogar drei Faserarten und fanden 67% weiße Fasern, 22% intermediäre Fasern und 11% rote Fasern. Dabei waren die weißen Fasern schlechter mit Blut versorgt als die roten Fasern, und die Blutversorgung der intermediären Fasern lag dazwischen.

Aus den von mir ermittelten Werten kann man ersehen, daß die Annahme von BÜSIGER (1950), jede Faser stehe mit einer Kapillare in Kontakt, nicht richtig ist. Denn da eine Kapillare in der Regel mindestens zwei Fasern versorgt, würde meine Berechnung ein Kapillar-Faserverhältnis von 0,5 : 1 ergeben. Der von mir ermittelte Wert liegt aber signifikant darüber und gibt einen Hinweis darauf, daß ein Anteil der Fasern von mehr als einer Kapillare umgeben sein muß. Mein Ergebnis stimmt also mit den Angaben von GEORGE/BERGER (1966) überein und gibt gleichzeitig zum erstenmal einen Zahlenwert für die Kapillaren an.

Das Kaliber der Fasern des *M. pectoralis supf.* geben WATZKA (1938) und BÜSIGER (1950) mit 30 - 40 μm resp. 46 μm an.

GEORGE/BERGER (1966) ermittelten für die drei von ihnen unterschiedenen Fasertypen die Durchmesser gesondert. Für den weißen Fasertyp erhielten sie einen Durchschnittswert von $75,5 \mu\text{m}$, für den intermediären einen solchen von $75,0 \mu\text{m}$ und für den roten Fasertyp einen solchen von $62,5 \mu\text{m}$. Damit liegen die Durchschnittswerte ihrer dünnsten Fasern höher, als die Einheitswerte von WATZKA (1939) und BÜSIGER (1950), wobei allerdings gesagt werden muß, daß keine vergleichbaren Fixierungen vorliegen. Von mir angestellte Messungen ergeben einen durchschnittlichen Durchmesser von $70 \mu\text{m}$. Sie bestätigen also die Angaben von GEORGE/BERGER (1966), wenn man deren Einteilung in Fasertypen zusammennimmt, und stimmen mit der Einordnung dieses Muskels als weißen, dickfaserigen, tetanischen Muskel überein.

GEORGE/BERGER (1966) geben für den weißen Fasertyp im M. patagialis longus mit $83,9 \mu\text{m}$ einen größeren durchschnittlichen Durchmesser an als für die weißen Fasern im M. pectoralis supf., während die intermediären mit $72,0 \mu\text{m}$ und die roten Fasern mit $53,5 \mu\text{m}$ kleiner als die gleichen Fasern im Brustmuskel sind. Meine Untersuchungsergebnisse bezüglich der Faserdicke ergeben einen mittleren Durchmesser von $73 \mu\text{m}$, worin wiederum eine Übereinstimmung mit GEORGE/BERGER (1966) gesehen werden kann. Auch der M. patagialis longus ist danach ein überwiegend weißer, dickfaseriger, tetanischer Muskel.

b. Der M. gastrocnemius hat mit 8,5 Fasern pro mm^2 die wenigsten Fasern pro Flächeneinheit im Muskelquerschnitt. Dies läßt aber nicht den Schluß zu, daß alle seine Fasern dicker als die der anderen Muskeln sind. Vielmehr bestehen seine Muskelfaserbündel aus peripheren sehr dicken und zentralen intermediären Faserkalibern. Letztere sind zahlreicher und weisen auch einen größeren Kapillarreichtum auf. Das macht den M. gastrocnemius zu einem hellroten, intermediären, überwiegend tetanischen Muskel. GEORGE/JYOTI (1955) geben eine ähnliche Charakterisierung eines Beinmuskels des Huhnes, doch ist nicht herauszulesen, ob sie ebenfalls den M. gastrocnemius meinen.

c. Der *M. gracilis* mit fast derselben Kapillarzahl pro Muskelfaser wie der *M. gastrocnemius* ist dagegen wegen der großen Homogenität seiner intermediär-dicken Fasern ein roter, intermediärer, Überwiegend tonischer Muskel. Nur eine derartige Mischbezeichnung wird hier wie beim *M. gastrocnemius* einer funktionsbezogenen anatomischen Einordnung gerecht.

d. Beim *M. masseter* dagegen ist die Zuordnung wieder eindeutig ungemischt, das heißt es liegt ein roter, dünnfaseriger, tonischer Muskel vor. Auf die vorgetäuschte geringere Blutversorgung angesichts des Kapillar-Faser-Verhältnisses von 1,6 : 1 braucht nicht nochmals eingegangen zu werden.

Abschließend soll die vorgenommene funktionell - anatomische Einordnung der fünf Muskeln mit ihrer wirklichen Funktion im Zusammenhang gesehen werden. Dabei gilt es zu untersuchen, ob die beiden konträren Eigenschaftsmuster (hier: weiße, dicke, tetanisch - schnell startende und schnell ermüdende Fasern, dort: rote, dünne, tonisch - langsam startende und ausdauernde Fasern) und ihre genannten Mischformen sich am lebenden Huhn bestätigen lassen.

1. Die weißen, tetanischen *Mm. patagialis longus* und *pectoralis supf.* sind Flugmuskeln. Das Huhn benötigt seine Flügel nur, um mit schnellen Schlägen Fluchtbewegungen zu machen. Dazu ist es notwendig, daß die Muskulatur schnell auf Reize reagiert. Sowohl der *M. patagialis longus* als auch der *M. pectoralis supf.* sind ihrer Faserzusammensetzung nach für diese Aufgabe geeignet. Das in den Muskeln vorhandene Glykogen kann unter anaeroben Verhältnissen in Energie umgesetzt werden, eine hohe Anforderung an die Blutversorgung wird nicht gestellt.

2. Der rote, rein tonische *M. masseter* ist als wichtigster Schnabelschließer einer häufigen und ausdauernden Belastung ausgesetzt.

3. Der hellrote *M. gastrocnemius* besteht aus weißen, dicken und roten intermediären Fasern. Die damit ausgedrückte überwiegend tetanisch - schnellstartende Eigenschaft kommt dem Huhn beim kurzen und schnellen Lauf zum Futter hin und vom Feinde fort (gemeinsam mit Flügelaktionen) zugute. Die durch die zusätzlichen roten Fasern ermöglichte ausdauernde Leistung kommt ihm beim längeren Stehen sowie bei ausdauernden Geh- und Scharrbewegungen zustatten.

4. Der rote, überwiegend tonische *M. gracilis* ist an den zuletztgenannten Leistungen beteiligt, während er den schnellen Lauf dem stärkeren Wadenmuskel überläßt.

VI. Zusammenfassung

Fünf verschiedene Kopf-, Flügel- und Beinmuskeln von sieben Hühnern wurden auf ihre Kapillar-Faserrelation hin untersucht. Dabei wurde das Gefäßnetz nach vielen Fehlschlägen mit einer Spezialtusche injiziert, die einen reaktiven Verklumpungsverschluß verhinderte. Die Mittelwerte der gezählten Kapillaren und Fasern sowie die errechneten Quotienten aus diesen wurden tabellarisch zusammengestellt und gemeinsam mit erläuternden Abbildungen und bisherigen Ergebnissen diskutiert.

Es ergibt sich, daß der Kopfmuskel (*M. masseter*) ein roter, dünnfaseriger, tonischer Muskel und die Flugmuskeln (*M. patagialis longus* und *M. pectoralis supf.*) weiße, dickfaserige, tetanische Muskeln sind. Die Beinmuskeln sind gemischt, wobei der *M. gastrocnemius* ein hellroter, intermediärfaseriger, überwiegend tetanischer Muskel und der *M. gracilis* ein roter, intermediärfaseriger tonischer Muskel ist.

Die Lebendfunktionen der Muskeln stimmen mit diesen gefundenen Eigenschaftsmustern überein.

VII. Literaturverzeichnis

1. BAJUSZ, E.: "Red" skeletal muscle fibres: relativ independence of neural control. Science 145 (1964) 938-939
2. BARKE, E.: Zur Narkose des Geflügels. Dtsch.tierärztl. Wschr. 78 (1971) 286-288
3. BENNETT, H.S. und K.R.PORTER: An electron microscope study of sectioned breast muscle of the domestic fowl. Am.J.Anat. 93 (1953) 61-105
4. BIOZZI, G., B.BENACERRAF und B.N.HALPERN: Quantitativ study of the granulopoietic activity of the reticulo-endothelial system II. Brit.J.Exptl.Pathol. 34 (1953) 441-457
5. BITTNER, H.: Die Anatomie der zur Blutentnahme geeigneten Stellen beim Hausgeflügel. Berliner tierärztliche Wochenschrift 34 (1927) 568-571
6. BÖSIGER, E.: Vergleichende Untersuchungen über die Brustmuskulatur von Huhn, Wachtel und Star. Acta Anat. 10 (1950) 385-429
7. BUBENZER, H.J.: Die dünnen und die dicken Muskelfasern des Zwerchfells der Ratte. Z.Zellforschung 69 (1966) 520-550
8. CHAMBERLAIN, F.W.: Atlas of avian anatomy. East Lansing, Michigan, 1943
9. CHANDRA-BOSE, D.A. und J.C.GEORGE: zit. n. GEORGE/BERGER
10. DREXLER, K.H.: Untersuchungen über "rote" und "weiße" Muskeln. Inaugural-Dissertation, Mainz 1952
11. DUYFF, J.W. und H.D.BOUUMAN : Über die Kapillarisation einiger Kaninchenmuskeln. Z.Zellforschung 5 (1927) 596-614
12. GAUTHIER, G.H. und H.A.PADYKULA: Cytological studies of fibre types in skeletal muscle. A comparative study of the mammalian diaphragm. J.Cell.Biol. 28 (1966) 333-354
13. GEORGE, J.C. und A.J.BERGER: Avian myology. Academic Press, New York und London, 1966

14. GEORGE, J.C. und R.M.NAIK: zit. n. GEORGE/BERGER
15. GEORGE, J.C. und D.JYOTI: Histological features of the breast and leg muscles of the bird and bat and their physiological and evolutionary significance. *J.Animal Morphol. Physiol.* 4 (1955) 31-36
16. HARTMAN, F.A., J.I.EVANS und H.G.WALKER: Control of capillaries of skeletal muscle. *Am.J.Physiol.* 29 (1929) 668-688
17. HAMMERSEN, F.: The pattern of the vascular bed and the ultrastructure of capillaries in skeletal muscle. In: *Oxygen supply in blood and tissue*. Thieme Verlag 1968, 184-197
18. HECHT, A.: Zur capillären Gefäßversorgung der subendokardialen Muskelschichten im menschlichen Herzen. *Virchows Arch.path.Anat.* 331 (1958) 26-35
19. HENNEMAN, E. und C.B.OLSON: Relations between structure and function in the design of skeletal muscles. *J.Neurophysiol.* 28 (1965) 581-598
20. HERMANSEN, L. und M.WACHTLOVA: Capillary density of skeletal muscle in welltrained and untrained men. *Journal of applied Physiology* 30 (1971) 860-863
21. HEROUX, O. und J.S.PIERRE: Effect of cold acclimation on vascularisation of ears, heart, liver and muscles of white rats. *Am.J.Physiol.* 188 (1957) 163-168
22. KROGH, A.: The number and the distribution of capillaries in the muscles with calculations of the oxygen pressure head necessary for supplying the tissue. *J.of Physiol.* 52 (1919) 405-423
23. KROGH, A.: *Anatomie und Physiologie der Capillaren*. 2. Auflage, Berlin 1929
24. KRÜGER, P.: Untersuchungen am Vogelflügel. *Zool.Anz., Ergänzungsbd. zu Bd.* 145 (1950) 445-460

25. KRÜGER, P.: Tetanus und Tonus der quergestreiften Skelettmuskeln der Wirbeltiere und des Menschen. Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig, Leipzig 1952
26. MARTIN, E.G., E.C. WOOLLEY und M. MILLER: Capillary counts in active and resting muscles. Am.J.Physiol. 100 (1932) 407-416
27. NENE, R.V. und J.C. GEORGE: zit. n. GEORGE/BERGER
28. ORTMANN, R.: Versuch einer morphologisch-histochemischen Differenzierung in der Muskulatur beim Frosch. Anat.Anz. 98, Erg.H. 1951, 69-77
29. PAFF, G.H.: A quantitative study of the capillary supply of certain mammalian skeletal muscles. Anat.Rec. 46 (1930) 401-406
30. SCHMALBRUCH, H.: Fasertypen in der Unterschenkelmuskulatur der Maus. Z.Zellforschung 79 (1967) 64-75
31. SCHMIDT-NIELSON, K. und P. PENNIE/QUIK: Capillary density in mammals in relation to the body size and oxygen consumption. Am.J.Physiol. 200 (1960) 746-750
32. SMITH, D.R. und R.P. GIOVACCHINI: The vascularity of some red and white muscles of the rabbit. Acta Anat. 28 (1956) 342-358
33. SPALTEHOLZ, W.: Die Vertheilung der Blutgefäße im Muskel. Abh. säch. Ges. Wiss., math.-phys. Cl. 14 (1888) 509-528
34. STEIN, J.M. und H.A. PADYKULA: Histochemical classification of individual skeletal muscle fibres of the rat. Am.J.Anat. 110 (1962) 103-124
35. STEUDEL, W.: Untersuchungen über die Kapillarversorgung der Skelettmuskulatur von Amphibien. Zool.Jb. 65 (1939) 63-122
36. STOEL, G.: Über die Blutversorgung von weißen und roten Kaninchenmuskeln. Z.Zellforschung 3 (1925) 91-98

37. WATZKA, M.: Weiße und rote Muskeln. Z.mikr.-anat.Forsch.
45 (1939) 668-678
38. WEARN, J.T.: The extent of capillary bed of the heart.
J.of exper.Med. 47 (1928) 273-291

Nach Beendigung meiner Arbeit möchte ich Herrn Professor Dr. F. PREUSS für die Überlassung des Themas und die stete Unterstützung meiner Arbeit sehr herzlich danken. Ferner danke ich allen Angehörigen des Veterinär-Anatomischen Institutes für ihr freundliches Entgegenkommen und ihre Hilfsbereitschaft.

Lebenslauf

Am 18.4.1945 wurde ich als Sohn des Vermessungs-
ingenieurs Wilhelm Wappler und seiner Ehefrau Hedwig,
geborene Knippenberg in Lünen/Westf. geboren.

Nach Grund- und Oberschulzeit in Lünen legte ich
Februar 1966 dort meine Reifeprüfung ab. Nach zwei-
jähriger Bundeswehrdienstzeit begann ich im Sommer-
semester 1968 an der Justus Liebig - Universität in
Gießen Veterinärmedizin zu studieren. Dort legte ich
im März 1970 die Tierärztliche Vorprüfung ab.

Vom Sommersemester 1970 bis zum Staatsexamen
im April 1973 studierte ich an der Freien Universität
Berlin. Am 7. Juni 1973 wurde ich vom Senator für
Gesundheit und Umweltschutz als Tierarzt bestallt.

FOTO-DRUCK LENZ · 63 Gießen · Riegelpfad 32/Ecke Ludwigstraße
Telefon 0641 - 77449